

論文内容の要旨

論文題目 Limb posture evolution in terrestrial tetrapods inferred from trackways

足跡化石から推測される陸棲四肢動物の姿勢進化

氏名 久保 泰

陸棲四肢動物の歩行様式は、現在のトカゲやサンショウウオのような体幹の側方に肢が向いている這い歩き型と、哺乳類や鳥類のように体幹の下に肢が向く直立型に分けられる。体骨格を用いた先行研究から、這い歩き型の動物から直立型の動物が進化したのは、哺乳類の系統の獣弓類ではペルム紀中期から三畳紀後期にかけて、またワニや恐竜の系統である主竜類では三畳紀前期から三畳紀後期にかけてであったと考えられている。直立型の姿勢を持つ主竜類の仲間である恐竜は、三畳紀後期に大型四肢動物相で優勢になった。その後の大型四肢動物相では、中生代と新生代を通じて恐竜や哺乳類などの直立型の四肢動物が優勢であった。

従来の姿勢進化の研究は体化石に基づくものがほとんどであった。しかし、直立型の姿勢を獲得した分類群が適応放散し、四肢動物相で重要な位置を占めるようになる経緯は、足跡化石記録にも反映されているはずである。そこで本研究では、足跡化石を用いてペルム紀から三畳紀にかけての四肢動物の姿勢進化の詳細を解明することを目指した。

そのための基礎研究として、上野動物園で爬虫類8種（ワニ3種、トカゲ5種）を歩かせ、その足跡を採集した。同時に歩行の様子を撮影し動画解析を行った。得られたワニの足跡を用いて、ワニと翼竜のどちらが形成したのか議論のある化石足跡の *Pteraichnus* についての研究を行った。従来ワニの足跡と *Pteraichnus* の形態の差は、歩き方の差に起因すると考えられていた。ワニは這い歩き、歩行、走行などの様々な歩き方を用いることが知られている、しかしながら先行研究では歩行時の足跡しか記載されていなかった。そこで様々な歩き方によるワニの足跡を採集し、*Pteraichnus* に類似した足跡が得られるかを検証した。その結果、*Pteraichnus* とワニの足跡の相違は歩き方では説明出来ないこと、そのためワニ以外の生物が *Pteraichnus* の形成者である可能性が高いことが示された。

姿勢進化の研究で足跡化石が重視されてこなかったのは、足跡から姿勢が推定できるのか明らかにできなかったためである。これまでの研究では、三つの連続した足跡を結んだ角度である“歩角”は、足跡の形成者の姿勢の指標として提唱されていた。しかし、現生生物を用いて実際に姿勢と歩角の関係を調べた研究はなか

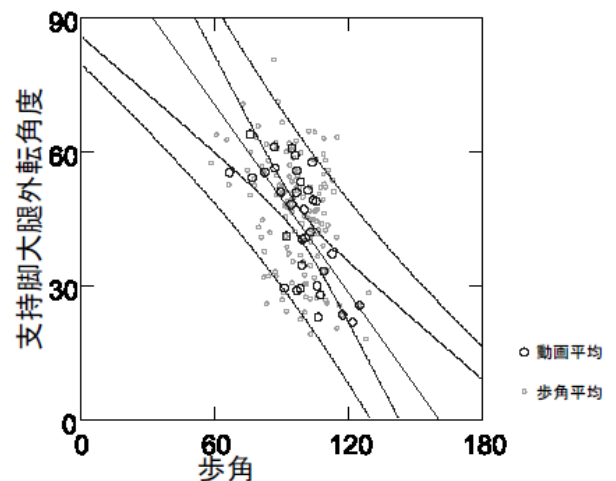


図1：歩角と姿勢の指標である大腿外転角度との関係。グラフ中の線は内側から外側に向かって、回帰直線、信頼区間、予測区間を示す

った。そこで本研究では、爬虫類8種の歩行から得られた歩角と実際の動物の姿勢の関係を動画の解析を用いて調べた。回帰分析の結果、歩角と姿勢の間には有意な負の相関が見られた。このことから、歩角が大きければ姿勢が直立型に近いということが示され、歩角が姿勢の指標になることが明らかとなった(図1)。

この結果に基づき、ペルム紀と三畳紀の四肢動物の連続歩行跡化石の歩角データ(n=395)の分析を行った。その結果、ペルム紀の間は大きな変化は無く、三畳紀前期に動物相の中で直立型が優勢になったことがわかった。また、三畳紀中期や三畳紀後期になると動物相の這い歩き型の比率がさらに下がり、より直立型が卓越した動物相になることが示された。しかし、ペルム紀から三畳紀を通じての最大の変化は三畳紀前期に起きていた(図2)。各連続歩行跡の記載論文に基づいて、歩行跡の形成者を主竜類、獣弓類とそれ以外にカテゴリ分けした結果、直立型を示す連続歩行化石は、主に主竜類、それに次いで獣弓類によって形成されたことが分かった。また主竜類の中で三畳紀前期から直立型が登場し、彼らの姿勢は三畳紀を通じてあまり変化しなかったことが示唆された。

これらの結果は、従来の体化石を用いた研究から類推されていた三畳紀に直立型の動物が漸進的に増えていき、三畳紀後期に恐竜に代表される直立型の生物が優勢な動物相になったという推測を覆すものである。体化石の化石記録は、Anisianの主竜類のように記録がほぼない時期がある。またペルム紀中期から三畳紀前期の化石は、ほとんどが南アフリカのもので地域的に大きな偏りがある。本研究で示された足跡化石による姿勢進化のシナリオは体化石に基づくものに比べより多くのサンプルを用いており、より信頼性が高いと結論づけられる。

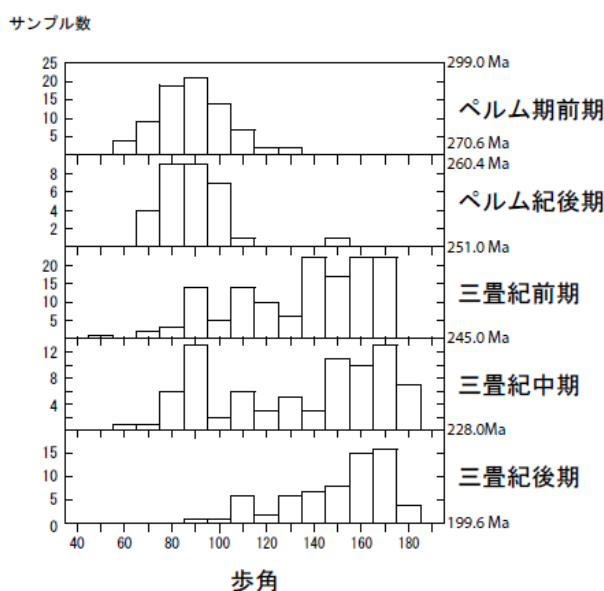


図2：ペルム紀-三畳紀の足跡の歩角の変遷
大きな変化がペルム紀後期と三畳紀前期の間で起きた。